

Aus dem Zoologisch-Parasitologischen Institut der Universität Kabul (Afghanistan)

Beiträge zur Biologie der afghanischen Flußkrabbe *Potamon gedrosianum* Alcock, 1910

III. Versuche zum Aktivitätsverlauf

Von

PETER SCHNEIDER

1. Einleitung

Circadiane Rhythmen sind von vielen Autoren an Insekten und Wirbeltieren aufgedeckt worden (vgl. Übersicht bei Rensing und Brunken 1967). Die Untersuchungen am Crustaceen sind nicht so häufig. Naylor (1958) und Fingerman (1955) fanden eine tidenabhängige Bewegungsaktivität bei *Carcinus maenas* und Powell (1962) beobachtete bei der gleichen Art einen Gezeitenrhythmus, der unter konstanten Bedingungen bis zu 4 Tagen eingehalten werden konnte. Dagegen fand Barnwell (1966), daß die tidenabhängige Bewegungsaktivität von Winkerkrabben unter konstanten Bedingungen (LL) bis zu 5 Wochen beibehalten wurde; unter normalen Tag-Nacht-Bedingungen geschah dies noch länger. Eine solche tidenabhängige Aktivität spiegelt sich auch bei *Uca pugnax* im Farbwechsel wider (Brown 1967). Einen temperaturabhängigen Aktivitätsverlauf für die Laufgeschwindigkeit fanden McLeese und Wilder (1958) beim amerikanischen Hummer.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an dem einzigen afghanischen Decapoden, *Potamon gedrosianum*, durchgeführt, über dessen Verbreitung und Biologie ich früher berichtet habe (P. Schneider 1971). Im Rahmen der Freilanduntersuchungen fiel auf, daß die in Bächen, Flüssen und Bewässerungsgräben wohnenden Krabben mit wenigen Ausnahmen in fast allen Gebieten morgens noch vor Sonnenaufgang kurz aktiv sind und dann vor allem in wärmeren Gebieten an Land gehen und dort während des ganzen Tages inaktiv sind. In anderen Gebieten verbringen sie die Tageszeit unter Steinen (P. Schneider 1972). Diese verschiedenen Verhaltensformen hängen mit dem Sauerstoffgehalt des Wassers zusammen. In beiden Gebieten verlassen sie noch vor Sonnenuntergang die Ruheplätze und begeben sich zur Nahrungssuche ins Wasser.

In der folgenden Arbeit sollte zunächst der normale Rhythmus untersucht werden und anschließend abiotische Faktoren, die einen Einfluß auf die Aktivität haben können, betrachtet werden.

2. Material und Methode

Die Untersuchungen wurden von 1967 bis 1970 in Kabul (Afghanistan) durchgeführt. Als Versuchstiere verwandte ich frisch gefangene Männchen oder Weibchen, die sich bei guter Fütterung — auch während der Versuchszeit — 7 Tage an die Versuchsanordnung gewöhnen konnten. Dabei wurde auch darauf geachtet, daß nur Tiere, die sich nicht in einer Vorhäutungsphase befanden, ausgewählt wurden (vgl. Bliss 1960).

Der Aktograph bestand aus einem Aquarium, dessen Boden 3 cm hoch mit Wasser bedeckt war. Eine an Stahlfedern aufgehängte Platte wurde mit einem Hebelschreiber verbunden, der die Bewegungen der Platte auf einen Rußkymographen aufzeichnete. Gewicht und Auswahl der Federn verhinderten eine Eigenschwingung, so daß nur die Bewegungen der Krabben aufgezeichnet wurden. In der Platte war ein Loch, so daß die Krabben auch auf das Trockene steigen konnten. Eine ähnliche Apparatur wurde von Krüger (1965) beschrieben. Die Trommel drehte sich mit 0,5 mm/Min. und mit Hilfe eines Tischschleifgestelles ließ sich eine ungestörte Registrierung über 3,5 Tage vornehmen. Die Kymogramme wurden pro Stunde ausgewertet, in dem die Anzahl der Minuten, wo das Tier aktiv war, ermittelt und in einem Diagramm pro Stunde eingetragen wurde. Die Anordnung der Platte gab auch zu erkennen, ob das Tier sich im Wasser oder auf dem Trockenen aufhielt; da sich dabei aber keine Beziehung finden ließ, habe ich nur die Bewegungsaktivität selbst eingezeichnet. Bei den Kunstlichtversuchen dienten Tageslichtleuchtstoffröhren als Beleuchtung; sie wurden dämmerungslos ein- und ausgeschaltet. Das Nachfüllen von Wasser und die Fütterung mit Fischfleisch geschah immer in den aktiven Phasen.

Frl. Lena Untied (DED) und meiner Frau möchte ich für die Hilfe bei der Pflege der Krabben und der Auswertung danken.

3. Ergebnisse

A. Normalaktivität

Mehrere Tiere wurden zunächst unter Freilandbedingungen bis zu 3 Wochen auf ihren normalen Aktivitätsverlauf untersucht. Abb. 1 zeigt den Aktivitätsverlauf eines Männchens und eines Weibchens von Mai bis Juli. Die abendliche Aktivität beginnt zwischen 17 und 18 Uhr und erstreckt sich im allgemeinen bis über Mitternacht. In den frühen Morgenstunden wurde die Aktivität oft nochmals etwas stärker. Diese Ergebnisse decken sich genau mit den Freilandbeobachtungen.

Die im Labor unter Tageslichtbedingungen gemessenen Aktivitäten (vgl. Abb. 2 und 5) decken sich auch mit diesen Ergebnissen. Im Freiland verlassen die Krabben in den frühen Abendstunden noch vor Sonnenuntergang ihre Höhlen oder Zufluchtsstätten unter Steinen und gehen zur Nahrungssuche ins freie Wasser. Tagsüber sitzen höhlenbewohnende Krabben inaktiv im Freien, während diejenigen Krabben, die in bestimmten Biotopen unter Steinen leben, ihre Ruhepause dortselbst verbringen (P. Schneider 1971). Seltener kann man auch aktive Krabben während des Tages beobachten, doch handelt es sich dann um eine Ausbauarbeit der Höhle, nicht aber um Futtersuche im freien Wasser. Auf Ausnahmen werde ich später eingehen.

B. Versuche im Dauerdunkel

Die in Abb. 1 dargestellten Normalaktivitätsverläufe wurden anschließend im Dauerdunkel fortgesetzt. Die Temperaturen in der Dunkelkammer schwankten zwischen 15° (12 Uhr) und 21° C (13 Uhr). Die Aktivität verschob sich bei beiden Tieren (Abb. 2) fast spontan auf die Mittagszeit; nachts und in den Morgenstunden waren die Tiere fast inaktiv.

In einem zeitlich später durchgeführten Versuch mit zwei Tieren aus dem gleichen Biotop verschob sich die Aktivität, die anfangs um die Mittagszeit begann, immer mehr auf die Abendstunden, bis der Aktivitätsbeginn etwa

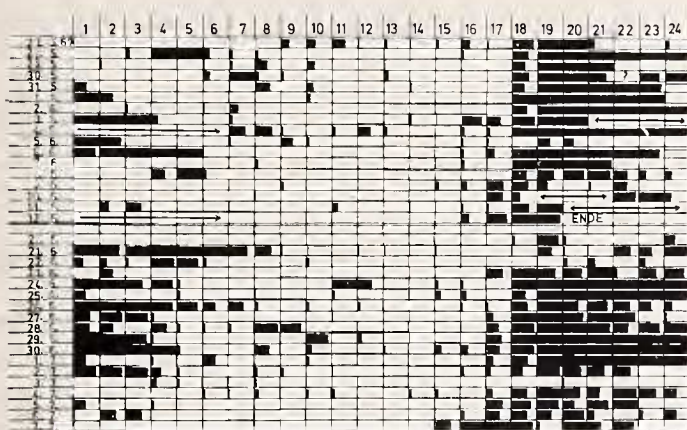


Abb. 1: Normale Tagesaktivität eines Männchens und eines Weibchens unter Freilandbedingungen. Die abendliche Aktivität beginnt zwischen 17—18 Uhr.

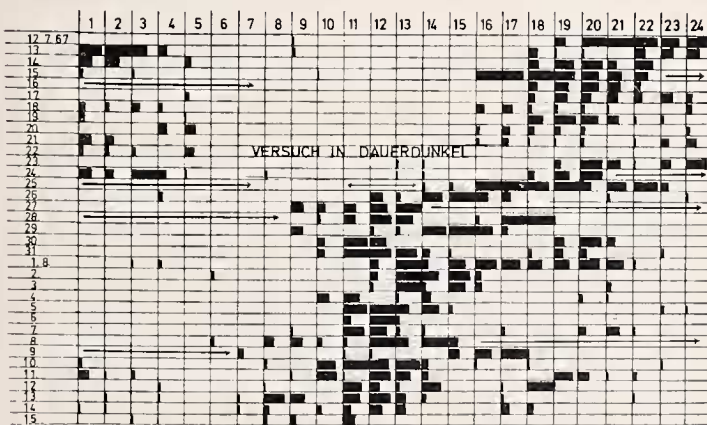


Abb. 2: Dauerdunkelversuch. Über 10 Tage wurde die Normalaktivität registriert, dann kamen die Tiere in den Dauerdunkelversuch. Die waagerechten Pfeile kennzeichnen Zeiten, in denen infolge Stromausfall keine Registrierung möglich war.

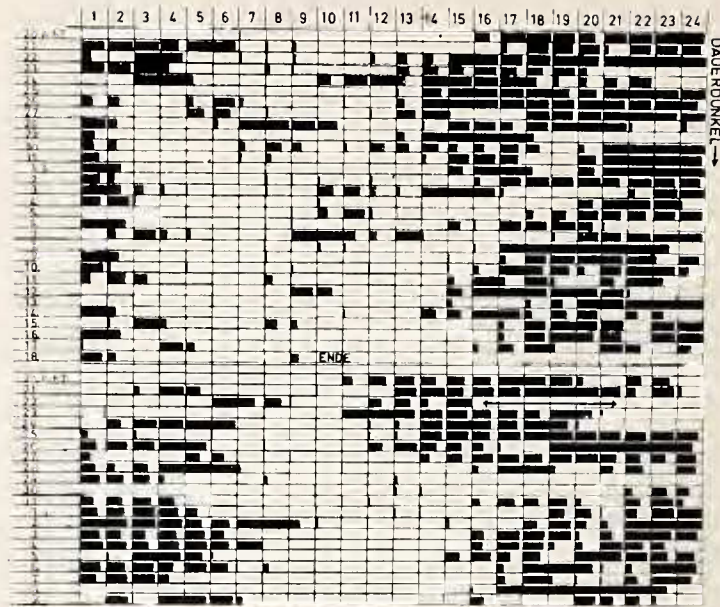


Abb. 3: Dauerdunkelversuch. Nach 7 Tagen Gewöhnung (nicht registriert) kamen die beiden Tiere in den Dauerdunkelversuch. Bei dem zweiten Tier wurde der Versuch abgebrochen, da es eine Häutung vorzubereiten begann. Bei beiden Tieren verschiebt sich die Hauptaktivität von der Mittagszeit langsam immer mehr auf die Abendstunden bzw. die Nacht

2 Stunden früher als im Normalfall lag. Die späten Morgenstunden und die Mittagszeit waren fast ohne Aktivität, wie es auch im Freiland gemessen worden war. Diese von August bis September durchgeführten Versuche im Dauerdunkel waren aber anderen Temperaturen ausgesetzt: 11° (2 Uhr) und 21° C (13 Uhr). Eine Angleichung an den normalen Rhythmus wird danach auch im Dauerdunkel bei entsprechend unterschiedlichen Tag- und Nachttemperaturen angestrebt.

C. Versuche bei Lichtumkehr

Bei diesen Versuchen begann der Kunstlichttag um 17 Uhr und endete um 8 Uhr. Nach zwei Wochen wurde abermals eine Verschiebung vorgenommen, und das Licht drei Stunden später aus- bzw. eingeschaltet (11 Uhr Licht aus, 20 Uhr Licht an). Abb. 4 zeigt die Auswertung von zwei Tieren; die Dunkelphase ist schraffiert gezeichnet. Bei beiden Tieren geht nach einer kurzen Daueraktivität — eine Erscheinung, die ich bei Änderungen der Umweltbedingungen wiederholt beobachten konnte — der Aktivitätsverlauf immer mehr von den Nachtstunden auf die Morgenstunden. Eine Reaktion auf die Lichtumkehr ist ohne Zweifel erkennbar, doch beginnt die Aktivität nicht mit der Dunkelheit oder kurz vorher, sondern sie verschiebt sich

nur um einige Stunden. Man kann also nicht von einer Umkehr des Normalrhythmus sprechen. Leider war es mir damals nicht möglich, den Raum auf konstanter Temperatur zu halten, wie ich es später durchführte, so daß ich vermute, daß die Temperatur hier als stärker steuernder Faktor eingriff.

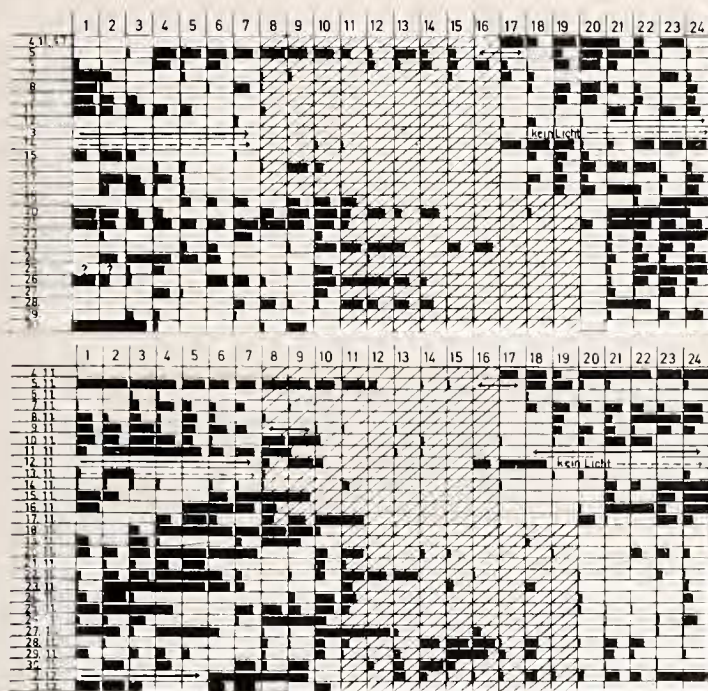


Abb. 4: Licht-Dunkel-Verschiebung: Licht aus 8 Uhr, Licht an 17 Uhr, ab 18. 11. weitere Verschiebung um drei Stunden (Dunkelphase schraffiert).

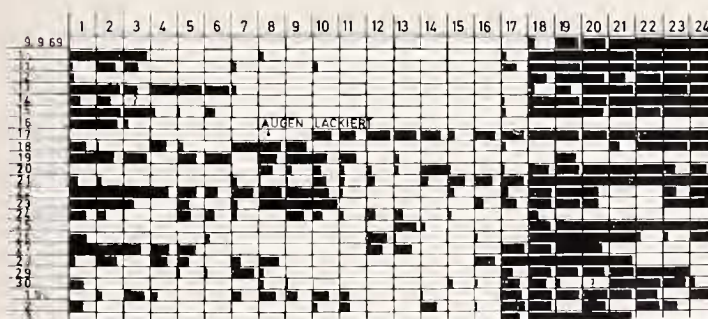


Abb. 5: Unter normalen Freilandbedingungen wurde zunächst die Aktivität über 7 Tage registriert, dann wurden die Augen mit schwarzer Farbe lackiert. Die Temperatur änderte sich mit der Außentemperatur (7° bis 31° C).

D. Versuche mit geblendeten Tieren

Unter Freilandbedingungen wurde zunächst die Aktivität zweier Krabben bestimmt (7°: 2 Uhr und 31°: 13 Uhr). Dann wurden die Augen mit schwarzem Lack überzogen und unter gleichen Bedingungen weiterregistriert (Abb. 5). Zunächst tritt die schon erwähnte Daueraktivität ein, dann aber verringert sich die Aktivität in den Mittagsstunden zusehends, bis das Maximum wieder in den Abendstunden lag. Sieht man von den sporadischen Bewegungsunruhen während des Tages ab, dann ist eine Wiedereinstellung des Rhythmus — wenn auch etwas früher — deutlich erkennbar.

Ähnliche Versuche mit geblendeten Tieren habe ich dann in einem Raum, der konstant auf 20° C erwärmt war, durchgeführt. 1. Männchen mit lackierten Augen und 2. Männchen mit amputierten Augen. Abb. 6 zeigt deutlich, daß nun kein Rhythmus in der Bewegungsaktivität mehr vorhanden ist; sie verteilt sich sporadisch über den ganzen Tag. Auffallend ist auch, daß die Aktivität, die über eine volle Stunde läuft, immer seltener wird. Dieser Versuch zeigt deutlich, welche Bedeutung die Temperatur für den Aktivitätsablauf der Krabben hat.

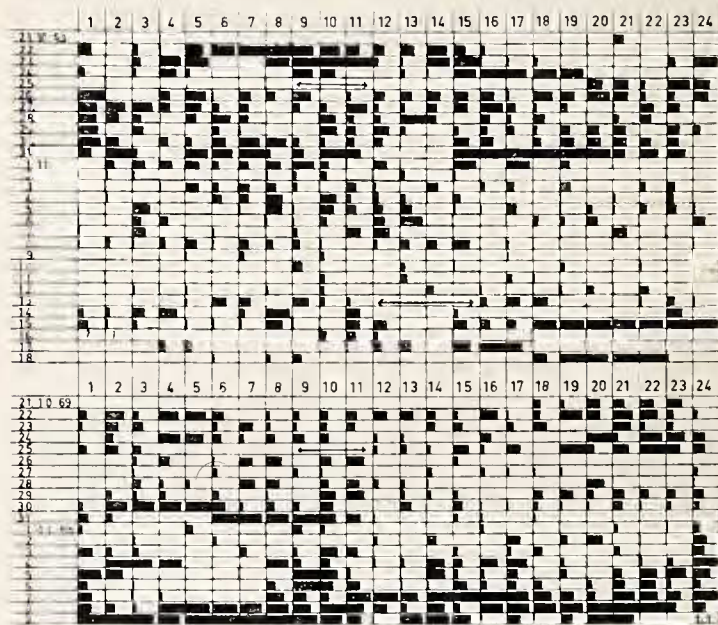


Abb. 6: Aktivität von zwei geblendeten Männchen. 1. Männchen mit verklebten Augen, 2. Männchen mit amputierten Augen. Die Temperatur des Raumes wurde konstant auf 20° C gehalten. Die am Ende des Aktivitätsversuches beim 2. Männchen auftretende Daueraktivität ist anormal; das Tier starb 2 Tage später.

4. Diskussion

Die im Freiland und im Labor mit dem Aktographen ermittelten Aktivitätsrhythmen stimmen genau mit den Beobachtungen im Freiland überein; dies zeigt nicht nur die Brauchbarkeit der einfachen Methode, sondern daß auch die Versuche in Gefangenschaft jederzeit auswertbar sind, was bei Krabben nicht immer der Fall zu sein scheint (vg. Bliss 1960, bei *Gecarcinus*). Nur in einer Gegend Afghanistans fand ich eine Ausnahme von diesem Rhythmus. In den kleinen Rinnsalen und Tümpeln Nuristans (Süd-Ost-Afghanistan, vgl. P. Schneider 1971) sahen wir häufiger Krabben, die auch morgens auf Futtersuche waren, während im Hauptfluß die Tiere den normalen nächtlichen Aktivitätsrhythmus hatten. Diese im allgemeinen gültige nächtliche Aktivität schließt aber nicht aus, daß auch am Tage bei günstiger Gelegenheit Beute gemacht werden kann und diese gefressen wird (P. Schneider 1971).

Aus den Versuchen im Dauerdunkel lassen sich keine sicheren Aussagen machen, da sich die Versuche scheinbar widersprechen, doch würde ich in diesem Falle in der Temperatur den steuernden Faktor sehen, denn beim zweiten Versuch mit deutlicheren Temperaturunterschieden (11 bis 21° C) stellte sich der nächtliche Aktivitätsrhythmus wieder ein. Ein früheres Einsetzen der Aktivität im Dauerdunkelversuch fand auch Wuttke (1966) bei Skorpionen, die etwa 2 Stunden früher begann als im Freiland.

Eine Licht-Dunkel-Umkehr induziert zwar eine Verschiebung des Aktivitätsbeginns, aber keine direkte Anpassung oder totale Umkehr, wie es bei Wirbeltieren vorkommen kann (z. B. Waldlemminge: Rahmann und Weber 1967) oder, um noch ein anderes Beispiel zu nennen, beim Mistkäfer (Warnecke 1966). Die Tatsache, daß sich bei geblendeten Tieren der Freilandrhythmus in etwa wieder einstellt, wenn der tägliche Temperaturunterschied vorhanden ist bzw. eine Rhythmik völlig verschwindet, wenn die Temperatur konstant gehalten wird, dürfte als sicherer Hinweis gelten, daß die Temperatur ein entscheidender Faktor für die Steuerung der Aktivität ist, auch wenn die Helligkeit als weiterer Faktor in Frage kommt (vgl. Sweeney und Hastings 1960). Ein endogener Rhythmus scheint bei *Potamon gedrosianum* nicht vorhanden zu sein, wie die Versuche bei geblendeten Tieren bei konstanter Temperatur zeigten, so daß die Steuerung der Aktivität wohl vordringlich durch abiotische Faktoren geschieht. Dies deckt sich auch gut mit den Freilandbeobachtungen über die Biologie dieser Flußkrabben, die bestimmte Wassertemperaturen (Sauerstoffgehalt) brauchen und auch auf Grund ihrer Atemtechnik nur nächtliche Wanderungen durchführen können, wenn die Feuchtigkeit und die Temperatur es erlauben.

Zusammenfassung

Die afghanischen Flußkrabben (*Potamon gedrosianum*) sind überwiegend dämmerungs- bis nachtaktiv. Sie beginnen noch vor Sonnenuntergang mit der Nahrungssuche im freien Wasser. Tagsüber sitzen sie je nach Biotop halb oder ganz im Wasser bzw. auf dem Land. Versuche im Dauerdunkel, bei Lichtumkehr und mit geblendeten Tieren bei variabler und konstanter Temperatur zeigen, daß der Aktivitätsverlauf von der Außentemperatur und von der Helligkeit beeinflußt werden kann.

Summary

The Afghan rivercrab *Potamon gedrosianum* is active during the twilight and at night. Before sunset the crabs go for food into the free water. During the day they sit inactively either outside in dry air or half or totally in the water, according to the biotope. Experiments in darkness, in reversal of light or with blinded crabs at constant or variable temperatures show, that the beginning of activity is controlled by temperature and light.

Literatur

- Barnwell, F. H. (1966): Daily and tidal patterns of activity in individual fiddler crab (Genus *Uca*) from the Woods Hole region. Biol. Bull. Woods Hole 130: 1—17
- Bliss, D. E. (1960): Locomotor activity of land crabs during the premolt period. Science 132: 145—147
- Brown, F. A. (1967): Biological clock. Oceanology International Jul/Aug
—, and G. C. Stephens (1951): Studies on the daily rhythmicity of the fiddler crab, *Uca*. Modifications by photo-period. Biol. Bull. Woods Hole 101: 71—83
- Fingerman, M. (1955): Persistent daily and tidal rhythms of color change in *Callinectes sapidus*. Biol. Bull. Woods Hole 109: 255—264
- Hoffmann, K. (1963): Zur Beziehung zwischen Phasenlänge und Spontanzfrequenz bei der endogenen Tagesperiodik. Z. Naturforschung 18 b: 154—157
- Powell, B. L. (1962 a): Types, distribution, and rhythmical behaviour of the chromatophores in *Carcinus maenas* (L.). Anim. Ecol. 31: 251—261
— (1962 b): Studies on rhythmical behaviour in crustacea. I. Persistent locomotor activity in juvenile *Carcinus maenas* (L.) and *Ligia oceanica* (L.). Crustaceana 4: 42—45
- Krüger, F. (1965): Zur Technik der Aktivitäts-Registrierung bei *Carcinus maenas*. Helgol. Wiss. Meeresuntersuchungen 12: 343—348
- McLeese, D. W., and D. G. Wilder (1958): The activity and catchability of the lobster (*Homarus americanus*) in relation to temperature. J. Fish. Res. Bd. Canada 15: 1345—1354
- Naylor, E. (1958): Tidal and diurnal rhythms of locomotory activity in *Carcinus maenas* (L.). J. Exp. Biol. 35: 602—610
- Rahmann, H., und F. Weber (1967): Die Steuerung der diurnalen Aktivität des Waldlemmings (*Myopus schisticolor* LILLJ.) durch natürliche und künstliche Lichtbedingungen (Laborversuche). Z. Morph. Ökol. Tiere 58: 290—300

- Rensing, L., und W. Brunken (1967): Zur Frage der Allgemeingültigkeit circadianer Gesetzmäßigkeiten. Biol. Zentralblatt 86: 545—565
- Schneider, P. (1971): Beiträge zur Biologie der afghanischen Flußkrabbe *Potamon gedrosianum* Alcock 1910. I. Lebensraum, Verbreitung, Morphologie und systematische Stellung. Bonn. Zool. Beitr. 22: 305—321
- (1972): II. Atmung und Sauerstoffverbrauch. Zool. Anz. 188: 78—84
- Sweeny, B. M., and J. W. Hastings (1960): Effects of temperature upon diurnal rhythms. Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol. 25: 87—104
- Warnecke, H. (1966): Vergleichende Untersuchungen zur tagesperiodischen Aktivität von drei *Geotrupes*-Arten (Coleoptera, Scarabaeidae). Z. Tierpsychol. 26: 513—536
- Wuttke, W. (1966): Untersuchungen zur Aktivitätsperiodik bei *Euscorpius carpathicus* L. (Chactidae). Z. vergl. Physiol. 53: 405—448

Anschrift des Verfassers: Dr. Peter Schneider, Institut für Angewandte Zoologie,
53 Bonn, An der Immenburg 1

Buchbesprechungen

W. B e e r m a n n (Ed.) (1972): *Developmental Studies on Giant Chromosomes. Results and Problems in Cell Differentiations*, Vol. 4. Mit 227 S. und 110 Fig. Berlin, Heidelberg, New York.

Die Riesenchromosomen der Dipteren lassen in ganz einzigartiger Weise Funktionsstrukturen an den Chromosomen (Puffs, Balbiani-Ringe) bestimmten Ontogeneseprozessen zuordnen. Danach bestimmt über die Tiergestalt entscheidend das Kontrollsystem, das viele Cistrons (ein Cistron entspricht wahrscheinlich jeweils einem Chromomer) im Rahmen eines festen zeitlichen und räumlichen Programms funktionieren läßt. Diese Zusammenhänge werden hier nach dem neuesten Stand erörtert, wobei in den Beiträgen der verschiedenen Autoren ein recht geschlossenes Bild entsteht: W. Beermann führt in die Beziehungen zwischen Chromomeren und Genen ein, M. Lezzi und M. Robert schildern Methoden zur Isolation lebender Einzelchromosomen, an denen sie *in vitro* den tiefgreifenden Einfluß von K^+ und Na^+ auf das Puff-Muster zeigen konnten. G. T. Rudkin behandelt die Replikation polytärer Chromosomen, C. Pelling die Transkription in Riesenchromosomen-Puffs. M. Ashburner faßt in Tabellen und Fotos die Puff-Muster bei *Drosophila melanogaster* zusammen, streift auch einige Verwandte. Zumindest für einige Puffs konnte hier hormonale Ursache nachgewiesen werden. D. Ribbert korreliert die Puffs in den Chromosomen der Bildungszellen von Borsten und Pulvillen bei *Calliphora* und *Sarcophaga* mit elektronenoptisch erkennbaren Veränderungen in diesen Zellen beim Aufbau von Borsten und Pulvillen. H. D. Berendes schildert Experimente zur Induktion von Puffs bei *Drosophila hydei*. R. Panitz beschreibt die bei der Zuckmücke *Acicotopus lucidus* auftretenden Balbiani-Ringe. Ein auch in der drucktechnischen Ausstattung vortrefflicher Überblick über das sehr fesselnde Gebiet.

J. Niethammer

B l u m e, D. (1971): *Spechte fremder Länder*. Neue Brehm-Bücherei 434. 117 S., 57 Abbildungen und 4 Farbtafeln. Wittenberg (A. Ziemsen Verlag).

Mit dieser Arbeit vervollständigt Verf. seine bisher in dieser Reihe vorliegenden Bände (Die Buntspechte und Schwarzspecht, Grünspecht, Grauspecht) über die echten Spechte.

Mit Ausnahme von Australien, den Inseln Neuguinea, Madagaskar und den Polargebieten sind Spechte, über zahlreiche Biotope verteilt, auf der ganzen Welt verbreitet. Das typische Erscheinungsbild des Spechtes wird am Anfang dieser Arbeit charakterisiert, und Gemeinsamkeiten wie Unterschiede in Morphologie, Ökologie und Verhalten einzelner Spechtgruppen werden herausgestellt. Eine Darstellung der Typen der Bodenspechte, Hackspechte (mit Sammelspechten und Saftleckern) und Großspechte allgemein unterstreicht die Besonderheiten der Biologie der jeweiligen Gruppe sowie die in Zusammenhang damit entstandenen anatomischen Anpassungserscheinungen. Eine hypothetische Darstellung der Stammesgeschichte der Spechte und ein längerer Abschnitt über die Verhaltensweisen der einzelnen Spechttypen schließt den allgemeinen Teil ab. Im Anschluß daran folgt eine Beschreibung jedes einzelnen Typus am Beispiel mindestens einer besonders gut untersuchten Spechtgattung.

R. van den Elzen

G ü n t h e r, K. K. (1974): *Staubläuse, Psocoptera*, in: *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise*, begründet von F. Dahl, herausgegeben von K. Senglaub, H.-J. Hanne-mann und H. Schumann. 61. Teil. 314 S. und 437 Abb. Jena (VEB Gustav Fischer Verlag).

Eine gründliche Beschreibung aller bisher in Deutschland nachgewiesenen sowie einiger aufgrund ihrer Gesamtverbreitung zu erwartenden Staubläuse. Unter den